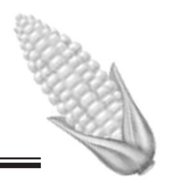


DOI: 10.25715/KS.2019.2.31830
УДК 633.15: 631.527.5

ОТКРЫТИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ ТИПОВ ЦМС У КУКУРУЗЫ

Анна Григорьевна ГОРБАЧЕВА, *ORCID: 0000-0001-9936-4565, доктор сельскохозяйственных наук, главный научный сотрудник.*

ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательсвкий институт кукурузы»;

357528, Ставропольский край, г. Пятигорск, ул Ермолова, 14 Б

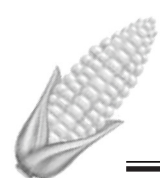
E-mail: *976067@mail.ru; тел. (8793)97-60-67*

В статье представлен обзор литературы по изучению и практическому использованию цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) в селекции и семеноводстве гибридной кукурузы, что способствовало широкому внедрению в производство гибридных семян кукурузы, выращиваемых на стерильной основе без ручного обрывания метелок. Показана история открытия и происхождения источников ЦМС, изучение механизма проявления стерильности, генетика наследования стерильности и восстановления фертильности Т, М, С и других типов ЦМС, восприимчивость гибридов кукурузы на стерильной основе к вредоносному заболеванию Helminthosporium maydis раса Т и к другим расам в работах российских и зарубежных ученых. Обзор составлен по 89 литературным источникам и позволит получить полное представление о цитоплазматической мужской стерильности кукурузы и возможности ее практического использования в селекции и семеноводстве высокоурожайных гибридов кукурузы.

Ключевые слова: *цитоплазматическая мужская стерильность, типы ЦМС, реакция на ЦМС, гены, наследование, закрепление стерильности, восстановление фертильности, южный гельминтоспориоз.*

Одно из достижений сельскохозяйственной науки прошлого столетия – создание и внедрение в производство высокоурожайных гибридов кукурузы и других сельскохозяйственных культур, основанное на использовании явления гетерозиса. Однако широкое внедрение в производство гибридных семян кукурузы произошло только после открытия явления цитоплазматической мужской стерильности. Еще Ч.Дарвин (Дарвин Ч., 1939) обратил внимание на полезность явления стерильности как одного из факторов, обеспечивающих переопыление.

Явление ЦМС было открыто в 1904г. английским ученым Корренсом у губоцветного растения чабера садового (SatureahortensisL.). C. Correns (1940), опыляя стерильные растения пыльцой от фертильных растений, получал в потомстве стерильные по пыльце растения до шестого поколения скрещивания. Автор высказал мысль, что у растений имеется несколько генетических систем, обеспечивающих передачу признаков по наследству. У кукурузы ЦМС впервые обнаружили независимо друг от друга М.И. Хаджинов в СССР (Ковалев Н.В., 1932) и М.М. Rhoades (1931) в США. Однако источники ЦМС в то время не нашли



практического применения и были утеряны.

У кукурузы получил применение источник ЦМС техасского типа, найденный Роджерсом в 1944г. (цит. по М.И. Хаджинову, 1968). После этого американские селекционеры D.F. Jones, H.L. Everett, 1949; Д. Роджерс, Д. Эдвардсон, 1955 и др. начали работы по разработке программ практического применения ЦМС в гибридизации кукурузы. D.F. Jones (1956) впервые получил патент на выращивание гибридных семян кукурузы на стерильной основе с использованием восстановителей фертильности, без обрывания метелок на растениях материнской формы.

В 1953г. в СССР, на Кубанской опытной станции ВИР, Г.С. Галеевым обнаружен и сразу включен в работу, как оказалось впоследствии, молдавский тип ЦМС (Галеев Г.С., 1956). В 1954г. в Краснодарском НИИСХ М.И. Хаджинов нашел в посевах стерильные растения, которые послужили источником техасского типа ЦМС (Хаджинов М.И., 1957). Позже другими учеными были обнаружены стерильные растения в сортах и популяциях кукурузы и начаты работы по созданию аналогов ЦМС и переводу семеноводства гибридов кукурузы на стерильную основу.

В своих исследованиях J.R. Edwardson (1956) свел все известные случаи возникновения ЦМС к следующим группам: межродовая, межвидовая и внутривидовая гибридизация; спонтанное появление среди отдельных сортов-популяций.

Большинство источников ЦМС гибридного происхождения получены экспериментально при перемещении генома одного вида в цитоплазму другого. Спонтанная или мутационная ЦМС обнаружена у 21 вида. Случаи спонтанной ЦМС зарегистрированы у видов с перекрестным или значительным перекрестным опылением. У самоопылителей, кроме мягкой пшеницы и ячменя, спонтанная ЦМС не обнаружена (Крупнов В.А., 1971).

Основной источник ЦМС у кукурузы – свободноопыляемые местные сорта-популяции (Хаджинов М.И., 1962; Duvick D.N., 1965). Зарегистрировано свыше 130 различных источников ЦМС (Крупнов В.А., 1973). Сведения о новых источниках ЦМС у кукурузы представлены в работах Галеева Г.С. (1956, 1962); Хаджинова М.И., Вахрушевой Э.И. (1964); Вахрушевой Э.И. (1967,1979); Гонтаровского В.А. (1971); Чалыка Т.С. (1974); Briggle L.W (1956); Duvick D.N. (1965) и у других исследователей.

По мнению В.А. Гонтаровского (1986) география ЦМС охватывает Европу, Азию, Северную и Южную Америку. Большинство известных источников ЦМС происходит из Европы и Южной Америки. В бывшем СССР ЦМС наиболее часто встречается в местных образцах кукурузы Молдавии и Грузии. Возникновение ЦМС у кукурузы он связывает с гибридизацией форм различной генетической отдаленности, не сохранившихся к настоящему времени.

M.M. Rhoades (1933) первым установил, что мужская стерильность кукурузы связана с цитоплазмой клетки. Этот признак устойчиво передавался по материнской линии и его генетическое наследование противоречило правилам ядерной наследственности.

D.F. Jones (1950) показал, что основой проявления ЦМС является взаимодействие измененной стерильной цитоплазмы (плазмоген) с генетическими факторами, локализованными в хромосоме ядра (хромоген) клетки. Эта формулировка наиболее полно объясняла особенности наследования ЦМС и возможности практического использования ее в селекционной работе и генетических исследованиях (Галеев Г.С., 1959;Хаджинов М.И., 1959; Палилова А.Н., 1969; Крупнов В.А., 1973; Чалык Т.С., 1974, Вахрушева Э.И. (1979), Гонтаровский В.А. (1986) и другие).

Образцы кукурузы с цитоплазматической мужской стерильностью при опылении их с некоторыми фертильными образцами надежно передают этот тип стерильности по наследству из поколения в поколение, пока не встречаются с образцами, обладающими восстановительной способностью. Такой способ передачи по

наследству признака ЦМС предполагает наличие в стерильной цитоплазме структур, характеризующихся способностью к авторепродукции и устойчивой их передачи по наследству. При опылении стерильных форм генотипами-восстановителями, имеющими доминантные гены, происходит восстановление фертильности. Все это указывает на взаимодействие измененной (стерильной) цитоплазмы и генетических факторов ядра.

В работах С. Грэник (1965), Р. Сэйджер (1965) показано, что ДНК хлоропластов и митохондрий является носителем цитоплазматических генов и они способны нести генетическую информацию. Предполагают, что структурный плазмоген локализован в митохондриях. Доказательством служат открытия, свидетельствующие о присутствии в митохондриях самостоятельной, независимой от ядра, генетической системы, включающей ДНК, РНК и рибосомы (Грэник С., 1965; Турбин Н.В., Палилова А.Н., 1972; Бил Д., Ноулз Д., 1981).

В разработанной Н.В. Турбиным и др. (1983) теоретической модели взаимодействия генов и плазмогенов при ЦМС, предполагается возможность влияния ядерных генов на функцию митохондриальных плазмогенов посредством контроля синтеза веществ, играющих роль эффекторов (индукторов) в отношении реакций биосинтеза, специфичность которых определяется структурными плазмогенами. Конечный фенотипический результат – мужская стерильность или фертильность - зависит от баланса скоростей процессов биосинтеза веществ индуктора и репрессора.

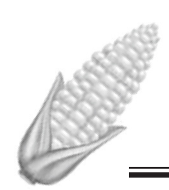
Изучение гибридов первого поколения, полученных от скрещивания со стерильными формами независимо от типа ЦМС, позволило выделить следующие группы генотипов по реакции на ЦМС: закрепители стерильности, полу- и полные восстановители фертильности. Большинство генотипов линий и сортов закрепляют стерильность Т и М типов ЦМС и лишь 7-10% являются полными восстановителями фертильности (Хаджинов М.И., 1962, Хаджинов М.И., Вахрушева Э.И., 1966; Галеев Г.С., 1962, 1966; Чалык Т.С., 1974; DuvickD.N., 1959;EdwardsonJ.R. и другие, 1970). По отношению к С-типу ЦМС по данным Э.И. Вахрушевой и др. (1980) 47% линий являются восстановителями фертильности. К такому же выводу пришли В.П. Мырза (1981), К. Христов (1983), А.Г. Горбачева (1987) и другие.

Количество восстановителей фертильности и закрепителей стерильности в изучаемом материале в значительной степени зависит от происхождения образцов. Edwardson J.R. (1955), изучая реакцию на стерильность линий кукурузы североамериканского происхождения, обнаружил небольшой процент восстановителей фертильности. Сорта же латиноамериканского происхождения он считает важным источником генов восстановления.

В результате научно-исследовательской работы в настоящее время у кукурузы установлены три типа (группы) цитоплазматической мужской стерильности: Т, М (или S) и С (Beckett J.B., 1971; Duvick D.N. (1972); Gracen V.E., Grogan C.O., 1974; Gracen V.E. et al. (1979); Kalman L., Devenyi M.A., 1982).

Gracen V.E. et al. (1979) изучив 40 источников ЦМС установили принадлежность 30 из них к одной из трех групп стерильности: Т, М (или S) и С. Т группа ЦМС включала источники: Т, Р, Q, HA, RS, SC. Они относительно стабильны к факторам окружающей среды, но чувствительны к Helminthosporiummaydis раса Т. Их использование ограничивалось зонами, в которых патоген не находил благоприятных условий для размножения.

ВС группу были отнесены источники: C, RB, ES, Bb, PR и, вероятно, IB, IR,PL и Кварентенос. Они стабильны в проявлении стерильности, но в некоторых генотипах наблюдается явление «позднего



растрескивания пыльников» - «latebreak».

M(или S) группа ЦМС оказалась самой многочисленной. В нее вошли следующие источники: S, CA, F, H, I, IA, J, K, L, LE, M, ME, ML, MY, PS, SD, VG и W. Источники этой группы различаются по стабильности проявления стерильности в зависимости от условий среды. По мнению авторов, источники L, ME, EK, V и MY составляют группу немного отличающуюся от типа S. Некоторые источники проявляют сравнительно высокую частоту реверсии стерильных форм в фертильные благодаря мутации. Все источники M или (S) группы устойчивы к Helminthosporium maydis раса T. Другие источники недостаточно изучены или имеют некоторые особенности.

В наших исследованиях (Сотченко В.С. и др., 2002), изучение 6 источников ЦМС M или (S) группы на устойчивость к H maydis раса T показало специфическую восприимчивость к патогену южного гельминтоспориоза раса T цитоплазмы EK на уровне T типа ЦМС.

В.А. Гонтаровский (1971) выделил еще один, отличный от T и M - боливийский, Б тип ЦМС. По характеру проявления стерильности он близок к T типу, но отличается большей изменчивостью по признаку мужской стерильности в различных генетических средах и внешних условиях.

Восстановление фертильности в Б типе контролируется генами Rf1 и Rfvar. Последний является главным геном (Гонтаровский В.А., 1980). Позже было показано отличие этого источника и от C типа (Гонтаровский В.А., 1986).

Происхождение типов ЦМС связывают с участием различных групп в формообразовании кукурузы или мутационными изменениями (Jones D.F., etal., 1960).

Разница между M и T типами ЦМС впервые установлена в США Джонсом в 1954г. и Джозефсоном в 1955г. в результате различий по фертильности пыльцы при скрещивании с определенными линиями (цит. по Duvick D.N., 1965).

В СССР аналогичную работу провел М.И. Хаджинов в 1956г. (Хаджинов М.И., 1967). Для идентификации неизвестного источника стерильности проводят тестирование с линиями-индикаторами, реакция которых с определенными стерильными формами заранее известна (Хаджинов М.И., 1962; Галеев Г.С., 1962; Вахрушева Э.И., 1979; DuvickD.N., 1965) и другие.

Первоначальные исследования восстановления фертильности в техасской цитоплазме показали, что восстановление происходит на спорофитном уровне и обусловливается одним геном Rf1 (Jones D.F., 1950; Rogers J.S., 1954; Edwardson J.R., 1955). Это предположение вытекало из монофакториального расщепления гетерозиготных форм по свойству восстановления. Позднее D.F Jones (1956), изучая расщепление восстановленных растений во втором поколении, обнаружил разнуюинтенсивностьцветенияметелок.Это наблюдение позволило ему предположить о более сложном наследовании T типа ЦМС. Детальные исследования Duvick D.N., 1956; Beckett J.B., 1957; Хаджинова М.И., 1959; Гонтаровского В.А., 1971 и других показали, что восстановление фертильности в T типе обусловливается не одним, а двумя доминантными комплементарными генами Rf1 и Rf2. Ген Rf2 в большинстве генотипов находится в гомозиготном доминантном состоянии. Ген-восстановитель Rf1 локализован в третьей хромосоме (BlickenstaffJ.etal.,1958;DuvickD.N.etal.,1961). Второй ген восстановления - Rf2 находится в девятой хромосоме (Snyder R.J., Duvick D.N., 1969). Для полного восстановления фертильности необходимо наличие одного или более генов-модификаторов (Duvick D.N., 1965; Beckett J.B., 1966).

Растения с T-типом ЦМС оказались очень восприимчивы к южному гельминтоспориозу (раса T) (Smith D.R. et al., 1971; Hooker A.L., 1972). Особая восприимчивость к этому заболеванию, по мнению многих авторов, связана со специфическим строением митохондрий Miller R.J., Koeppe D.E., 1971; Hooker

A.L., 1972; Gengenbach B.G. et al., 1973; Турбин Н.В., Палилова А.Н., 1975.

К 1970 году в США большинство площадей, занятых кукурузой, были засеяны семенами, полученными на Т цитоплазме. Однообразие цитоплазмы, специфическая восприимчивость к патогену привели к эпифитотии Helminthosporiummaydisrase Т и огромным потерям урожая зерна. Это сделало практически невозможным семеноводство кукурузы с использованием Т типа ЦМС в зонах, благоприятных для развития этого заболевания (Duvick D.N., 1972). США, а затем и страны Западной Европы отказались от использования Т типа ЦМС в семеноводстве гибридной кукурузы.

На территории бывшего СССР раса Т впервые была выделена из образцов кукурузы, собранных в Северной Осетии в 1977 году (Александров И.Н.. 1986). До 1989 года серьезного распространения болезни не отмечалось. В 1989 году были зарегистрированы очаги заболевания на площади более 21 тыс. га в Краснодарском крае, на 14,5 тыс га в Ставропольском крае. Отдельные очаги регистрировались в Ростовской области, в Чечено-Ингушетии, Кабардино-Балкарии и Северной Осетии (цит. по Н.М. Гопало, М.Т. Франковская, 1999). С 1990 года в России был введен запрет на использование Т типа ЦМС в семеноводстве гибридной кукурузы.

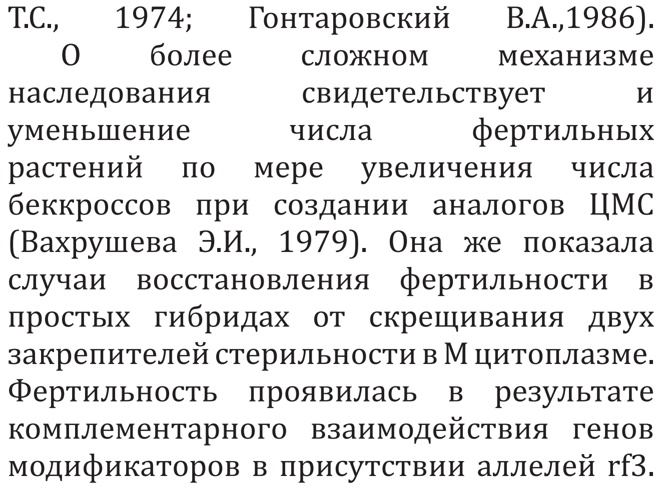
Исследования Kommedahl T. и др. (1970), Сотченко В.С. и др. (1998) не выявили случаев возможности развития болезни от семенной инфекции южного гельминтоспориоза. Они показали, что опасность семенной инфекции в северных и восточных регионах, ранее не затронутых эпифитотией болезни преувеличена.

По данным Kingsland G.C. (1972) гриб, возбудитель южного гельминтоспориоза, выживает на растительных остатках в почве 2 недели на глубине 1 см и 10 недель – на поверхности почвы. Автор считает, что заражение и распространение болезни осуществляется с поверхностных, а не с запаханных растительных остатков. Следовательно, соблюдение технологии выращивания кукурузы является важным условием в предотвращении распространения этого вредоносного заболевания.

Nagy E. и др. (1997) выявили групповую устойчивость к южному гельминтоспориозу, стеблевым гнилям и фузариозу початков у ряда линий на фоне разных стерильных цитоплазм.

В исследованиях Хаджинова М.И., 1962; Галеева Г.С., 1964; Хаджинова М.И., Вахрушевой Э.И., 1966; Buchert J.G., 1961 показано, что восстановление фертильности пыльцы у растений с М типом ЦМС происходит на гаметофитном уровне при наличии одной доминантной аллели Rf3. Гетерозиготные растения, имеющие микроспоры с геном Rf3 в доминанте и rf3 в рецессиве, дают 50% нормальной и 50% абортивной пыльцы. Развиваются нормально только гаметы, имеющие ген восстановления в доминанте, они же образуют жизнеспособную пыльцу. Опыление этой пыльцой стерильных растений дает в потомстве полностью фертильные растения. В прямых скрещиваниях расщепление в потомстве на стерильные и фертильные близко к 1:1. Ген Rf3 локализован во второй хромосоме (Laughnan J.R., Gabay S.J., 1978).

Возможно, наследование в М типе ЦМС более сложное. Остается невыясненной причина появления стерильных растений в потомствах от скрещивания Mrf3rf3 x MRf3rf3. По мнению Вахрушевой Э.И. (1979), теоретически все растения в этом случае должны быть фертильными. Однако можно допустить, что одиночные микроспоры с рецессивным аллелем rf3 не погибают, нормально развиваются и участвуют в опылении. Но более вероятно, что стерильные растения появляются в ситуации, когда одной дозы аллеляRf3 недостаточно для нормального восстановления фертильности в некоторых условиях. До 10% стерильных растений в аналогичных скрещиваниях отмечали и другие исследователи (Чалык



Т.С., 1974; Гонтаровский В.А.,1986).

О более сложном механизме наследования свидетельствует и уменьшение числа фертильных растений по мере увеличения числа беккроссов при создании аналогов ЦМС (Вахрушева Э.И., 1979). Она же показала случаи восстановления фертильности в простых гибридах от скрещивания двух закрепителей стерильности в М цитоплазме. Фертильность проявилась в результате комплементарного взаимодействия генов модификаторов в присутствии аллелей rf3.

Гонтаровский В.А. (1986) установил, что ген Rf3 не является постоянно доминантным геном. В определенных генетических средах и внешних условиях его действие носит рецессивный характер. Недостаточный уровень фертильности гетерозигот принимается как результат отсутствия дополнительных генов (модификаторов), усиливающих действие главного гена Rf3. Дополнительные гены, выступающие в роли модификаторов гена Rf3, могут иметь самостоятельное проявление на фоне рецессивных гомозигот. Помимо гена Rf3, им установлены другие Rf гены, обладающие значительными восстанавливающими фертильность эффектами.

Методом генетического анализа Laughnan J.R., Gabay S.J., (1978) выявили наличие двух типов мутаций в М цитоплазме: 1 – цитоплазматическая мутация из мужски-стерильной в мужски-фертильную; 2 – мутации, дающие начало новым генам-восстановителям, которые не аллельны с геном Rf3. Предполагается наличие мужски-фертильного элемента, который имеет характеристику эписомы. Эти источники стерильности очень чувствительны к условиям окружающей среды. На более сложный механизм наследования в М типе ЦМС указывал и D.N. Duvick (1965).

Многолетнее изучение Сотченко В.С. и др. (2008, 2010) SD типа ЦМС показало:

1.Контроль восстановления фертильности в SD типе ЦМС осуществляется на гаметофитном уровне. Об этом свидетельствуют варианты с полностью восстановленными растениями в F2 и в анализирующих скрещиваниях. Рецессивные гаметы без дополнительных генов модификаторов погибают и не участвуют в опылении.

2. Полное восстановление фертильности в SD типе ЦМС осуществля-ется геном Rf3 и несколькими генами модификаторами.

3. SD тип ЦМС может обеспечить полную стерильность материнских форм с баллами 0; 1; 2, что делает возможным его использование в практическом семеноводстве.

4. Выщепление стерильных растений в F2 и анализирующих скрещиваниях обуславливается:

-жизнеспособностью гамет, несущих рецессивную аллель главного гена rf 3 в присутствии дополнительных генов модификаторов;

- недостаточным количеством или отсутствием генов модификаторов для восстановления фертильности доминантным геном Rf3 .

5. Генов модификаторов может быть несколько, о чем свидетельствуют различия между генотипами по:

- количеству выщепившихся стерильных растений в F2, возвратных скрещиваниях, где происходит перекомбинация генов;

- сложной картине расщепления, когда цветущие растения по степени фертильности составляют ряды непрерывной изменчивости.

6. Гены модификаторы способствуют проявлению фертильности метелок на фоне рецессивного гомозиготного состояния гена rf3 в первом поколении. Во втором поколении и в возвратных скрещиваниях такие генотипы расщепляются на стерильные, полуфертильные и фертильные растения в зависимости от количественного и качественного состояния генов модификаторов. Различия между М и SD цитоплазмами обусловлены генами модификаторами, способными при комплементарном взаимодействии

восстанавливать фертильность без участия основных генов.

Образцы с цитоплазмой С типа ЦМС завезены в СССР в 1975 году из США через П.П. Домашнева. Источником этого типа стерильности явился сорт местной кукурузы Charrua из Бразилии (Beckett J.B., 1971). Растения с С цитоплазмой не восприимчивы к южному гельминтоспориозу раса Т, стерильность проявляется полно, как и у типа Т, восстановление фертильности надежное, так как ген восстановитель проявляет действие в спорофитной стадии, а не в гаметофитной, как у М-типа. Следовательно, гетерозиготные растения дают 100% жизнеспособной пыльцы (Вахрушева Э.И., 1979; Kheyr-Pour et al., 1981; Gracen V.E., 1982; Laughnan J.R. et al., 1982). По предварительным данным ген Rf4 находится в длинном плече восьмой хромосомы (Johnson A., 1984).

Первоначальные исследования восстановления фертильности в С-типе ЦМС свидетельствовали о моногенной системе наследования. (Beckett J.B., 1971; Duvick D.N., 1972; A.Kheyr-Pour et al., 1979, 1981; Gracen V.E., 1982; L.Fuhe L. et al., 1982; Горбачева А.Г., 1984).

Josephson L.M. et al. (1978) показали, что наследование стерильности и восстановление фертильности в С типе ЦМС более сложное.

Последующее изучение и выделение Э.И. Вахрушевой, М.Т. Франковской (1984) аналога Гб 834С, В.А. Гонтаровским (1986) аналога ДЭ 1С, А.Г. Горбачевой (1987) аналога См 7С с генотипом rf4rf4rf5rf5rf6rf6 подтвердило, что за восстановление фертильности ответственны три доминантных гена комплементарного действия.

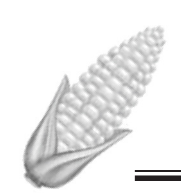
В.А. Гонтаровский (1986) отмечает, что восстановление фертильности в С цитоплазме может происходить в присутствии не только трех, но и двух генов – Rf4 и Rf5 или Rf4 и Rf6. При этом полнота восстановления фертильности в значительной мере зависит от внешних условий и от гомозиготного или гетерозиготного состояния указанных генов.

Все исследователи отмечают высокий процент (31-50) восстановителей фертильности в С типе ЦМС. Это облегчает подбор отцовских форм, но ограничивает выбор материнских форм (Гонтаровский В.А., 1986; Франковская М.Т. и др.,1999; Сотченко В.С. и др., 2002) .

Изучение Огняник Л.Г. (1998), Франковской М.Т. и др. (1999) аллельных взаимодействий генов у линий закрепителей стерильности С типа в системе диаллельных скрещиваний показало, что они имеют различный состав аллелей генов и восстановление фертильности в первом поколении некоторых скрещиваний связано с наличием различных сочетаний доминантных аллелей генов Rf4, Rf5 и Rf6 действующих по комплементарному типу. Они изучили генетическую структуру 42 линий закрепителей стерильности С типа и предложили возможный состав аллелей генов восстановления, распределение линий по классам. Полученные результаты позволили предположить, что генетика проявления стерильности и фертильности в С типе не исчерпывается трехгенной гипотезой, а значительно сложнее.

Существенный недостаток С-типа ЦМС - явление «позднего растрескивания» пыльников - «latebreak», характерное для отдельных генотипов. У некоторых стерильных растений С-типа на 5-7 день после цветения початков происходит беспорядочное выбрасывание пыльников с жизнеспособной пыльцой (Вахрушева Э.И. и др., 1984, Kheyr-Pour A. et al., 1981; Gracen V.E., 1982; Сотченко В.С. и др. , 2007; Горбачева А.Г., 2012).

A. Kheyr-Pour et al. (1981) полагают, что это явление характерно только для стерильных генотипов и, вероятно, обусловливается количественно наследуемыми факторами, которые действуют в отсутствии главного гена Rf4. Степень фертильности значительно зависит от условий окружающей среды. Достаточное количество влаги и оптимальная температура воздуха способствуют массовому выбрасыванию



пыльников с жизнеспособной пыльцой.

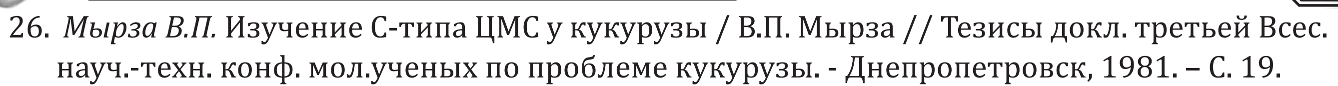
Изучение характера цветения метелок в реципрокных скрещиваниях линии 098 с аналогами 42 линий закрепителей стерильности на С цитоплазме показало, что у 18 линий сохранялась 100% стерильность с баллом 0. У четырех линий, если в прямых скрещиваниях сохранялась стерильность, то в обратных наблюдалось выбрасывание абсолютно стерильных пыльников. Для 9 линий отмечен явный реципрокный эффект по характеру цветения метелок. Причем позднее растрескивание пыльников в большинстве случаев проявлялось, если в качестве материнской формы использовался аналог 098 С. Примерно столько же линий имели полуфертильныерастения как в прямых, так и обратных скрещиваниях. В этом случае наблюдался эффект комплементарного взаимодействия генов-модификаторов, локализованных, в том числе и в цитоплазме материнской линии (СотченкоВ.С.идр.,2007;ГорбачеваА.Г.,2007).

Идентифицированы и предлагаются к практическому использованию в селекционных программах по переводу гибридов кукурузы на стерильную основу С типа ЦМС линии анализаторы семи классов: I – Гб834С с генотипом rf4rf4 rf5rf5 rf6rf6, II – 4283С с генотипом rf4rf4 rf5rf5 Rf6Rf6, III – F564С с генотипом rf4rf4 Rf5Rf5 rf6rf6, IV – S56С с генотипом Rf4Rf4 rf5rf5 rf6rf6, V – WF9С с генотипом rf4rf4 Rf5Rf5 Rf6Rf6, VI – W155С с генотипом Rf4Rf4 rf5rf5 Rf6Rf6, VII – W 401С или N 22С с генотипом Rf4Rf4 Rf5Rf5 rf6rf6.Во ВНИИК для классификации 42 стерильных аналогов и закрепителей стерильности С-типа ЦМС по аллельному составу генов Rfиспользовали вышеназванные анализаторы С типа ЦМС. В результате 9,5% от общего количества линий были отнесены к I классу с генотипом rf4rf4 rf5rf5 rf6rf6, 7,2% были идентифицированы с генотипом rf4rf4 rf5rf5 Rf6Rf6 и отнесены ко II классу. Большинство линий в этом наборе (83,3%) оказались типичными представителями V класса с генотипом rf4rf4 Rf5Rf5 Rf6Rf6. Линий с другими генотипами не обнаружено (Горбачева А.Г. 2012).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Александров И.Н.* Гельминтоспориоз кукурузы H.maydislisiketMi-yoke в Северо-Осетинской АССР / И.Н. Александров // Микология и фитопатология. – 1986. - Т. 20, - вып. 3. - С. 219-222.
2. *Бил Д.* Внеядерная наследственность / Д. Бил, Д. Ноулз. - М: Мир, 1981. – 138 с.
3. *Вахрушева Э.И.* Изучение стерильных аналогов двух типов цитоплазматической мужской стерильности и использование их в селекции и семеноводстве гибридов кукурузы: Автореф. дисс….канд. с.-х. наук / Э.И. Вахрушева. - Краснодар, 1967. – 27 с.
4. *Вахрушева Э.И.* Цитоплазматическая мужская стерильность в селекции и семеноводстве гибридов кукурузы / Э.И. Вахрушева // Селекция и генетика кукурузы. - Краснодар, 1979. - С. 38-70.
5. *Вахрушева Э.И.* Создание стерильного аналога для линии естественного восстановителя фертильности ЦМС типа С / Э.И. Вахрушева, М.Т. Франковская, Н.А. Каленич // Кукуруза. – 1980. - № 3. – С. 27-28.
6. *Вахрушева Э.И*. Наследование стерильности и фертильности С-типе ЦМС у кукурузы / Э.И. Вахрушева, М.Т. Франковская // Доклады ВАСХНИЛ. – 1984. - № 4. - С. 5-7.
7. *Галеев Г.С*. Использование в селекции мужской стерильности кукурузы / Г.С. Галеев // Селекция и семеноводство. – 1956. - № 1. - С. 29-36.
8. *Галеев Г.С.* Стерильные формы гибридов кукурузы / Г.С. Галеев // Кукуруза. – 1959. - № 2. - С. 38-42.

9. *Галеев Г.С.* Результаты изучения и селекционного использования цитоплазматической мужской стерильности кукурузы на Кубанской опытной станции ВИР / Г.С. Галеев // Стерильность в селекции и семеноводстве кукурузы. -Киев:, – 1962. - С. 8-38.
10. *Галеев Г.С.* Использование мужски-стерильных форм при возделыва-нии кукурузы на участках гибридизации / Г.С. Галеев. // Кукуруза. - Краснодар, - 1964, - С. 19-42.
11. *Галеев Г.С.* Итоги изучения и селекционного использования цитоплазматической мужской стерильности кукурузы / Г.С. Галеев. // Селекция растений с использованием цитоплазматической мужской стерильности. - Киев: Урожай, 1966. - С. 32-48.
12. *Гонтаровский В.А.* Генетическая классификация источников цитоплазматической мужской стерильности у кукурузы / В.А. Гонтаровский // Генетика. – 1971.- Т. 7, № 9.- С. 22-29.
13. *Гонтаровский В.А.* Генетический контроль Боливийского типа ЦМС у кукурузы / В.А. Гонтаровский // Генетика. – 1980. - Т.16, № 1. – 143 с.
14. *Гонтаровский В.А.* Изучение реакции самоопыленных линий кукурузы на скрещивание с парагвайским типом ЦМС / В.А. Гонтаровский, Л.Б. Кирикашвили // Доклады ВАСХНИЛ. – 1986. - № 8. - С. 13-15.
15. *Гонтаровский В.А.* Генетические основы использования цитоплазматической мужской стерильности в селекции гибридной кукурузы: Автореф. дисс...доктора биол. наук. / В.А. Гонтаровский - Харьков, 1986. - 47 с.
16. *Гопало Н.М.* Оценка гибридов кукурузы на иммунитет к южному гельминтоспориозу расы Т/ Генетика, селекция и технология возделывания кукурузы – 1999. - С. 72-74.
17. *Горбачева А.Г*. Генетика восстановления фертильности в С-типе цито-плазматической мужской стерильности/ А.Г. Горбачева // Научн.-техн. бюлл. ВИР. - Л., 1984. - Вып.144.- С. 74-76.
18. *Горбачева А.Г.* Экологическое изучение и селекционное использова-ние цитоплазматической мужской стерильности кукурузы: Автореф. дисс…канд. с.-х. наук /А.Г. Горбачева - Ленинград, 1987. – 17с.
19. *ГорбачеваА.Г.*Селекционныеигенетическиеаспектыиспользованияцитоплазматической мужской стерильности кукурузы: Автореф. дисс…доктора с.-х. наук /А.Г. Горбачева - Ленинград, 2007. – 48с.
20. *Горбачева А.Г.* Использование С типа ЦМС в селекционно-семеноводческих программах / Селекция. Семеноводство. Технология возделывания кукурузы. Материалы научно-практической конференции, посвященной 25-летию ГНУ ВНИИ кукурузы. – Пятигорск. -2012. – С. 157-169.
21. *Грэник С.* Цитоплазматические единицы наследственности / С. Грэник // Агробиология. – 1965. - № 4.
22. *Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора / Ч. Дарвин. - М.-Л., АН СССР, 1939. – 813 с.
23. *Ковалев Н.В.* Практические достижения Всесоюзного института растениеводства за 1931 год / Н.В. Ковалев // Социалистическое растениеводство. Серия А. –1932.- № 4.- С. 169-202.
24. *Крупнов В.А.* Источники цитоплазматической мужской стерильности у растений/ В.А. Крупнов // Генетика. – 1971. - т. 7. - № 3. - С. 159-174.
25. *Крупнов В.А.* Генная и цитоплазматическая мужская стерильность / В.А. Крупнов. - М.: Колос, 1973. – 279 с.



26. *Мырза В.П.* Изучение С-типа ЦМС у кукурузы / В.П. Мырза // Тезисы докл. третьей Всес. науч.-техн. конф. мол.ученых по проблеме кукурузы. - Днепропетровск, 1981. – С. 19.
27. *Огняник Л. Г.* Селекционно-генетическое изучение цитоплазматической мужской стерильности и использование в селекции и семеноводстве кукурузы / Л. Г. Огнянник // Диссертация в форме научного доклада. - Краснодар, 1998. – 27 с.
28. *Палилова А.Н.* Цитоплазматическая мужская стерильность у растений. / А.Н. Палилова. - Минск: Наука и техника, 1969. – 212 с.
29. Роджерс Д. Использование гибридных линий с цитоплазматической мужской стерильностью для получения гибридной кукурузы / Д. Род-жерс, Д. Эдварсон // Гибридная кукуруза. - М., ИЛ, 1955.
30. *Сотченко В.С.* Больше внимания южному гельминтоспориозу / В.С. Сотченко, В.Г. Иващенко, К.Г. Лим, А.Г. Горбачева // Кукуруза и сорго. – 1998. - № 5. - С. 12-17.
31. *Сотченко В.С*. Использование новых типов ЦМС в селекции и семеноводстве кукурузы/ В.С. Сотченко, А.Г. Горбачева, Косогорова Н.И // Сб. Селекция, семеноводство, производство зерна кукурузы.- Пятигорск.- 2002.- С.37-45.
*32. Сотченко В.С.*С тип цитоплазматической мужской стерильности кукурузы/ В.С. Сотченко, А.Г. Горбачева, Косогорова Н.И // Доклады РАСХН. – 2007. - № 2. – с. 12-14.
33. *Сотченко В.С.* Генетический контроль SD типа цитоплазматической мужской стерильности кукурузы/ В.С. Сотченко, А.Г. Горбачева, Косогорова Н.И, Бушная О.М.// Кукуруза и сорго. 2008 - № 1. С. 5-9.
34. *Сотченко В.С.* Сравнительное изучение М и SD типов цитоплазматической мужской стерильности кукурузы/ В.С. Сотченко, А.Г. Горбачева//Зерновое хозяйство России. - 2010 -№ 3, С. 63-66.
35. *Сэйджер Рут* Гены вне хромосом. Колумбийский университет (США) / РутСэйджер// - Природа. - 1965. - № 10. – С. 7-12.
36. *Турбин Н.В.* Возможные механизмы возникновения цитоплазматиче-ской мужской стерильности у растений / Н.В. Турбин, А.Н. Палилова // Проблемы экспериментальной генетики. - Минск: Наука и техника, 1972. - С. 12-22.
37. Турбин Н.В. Генетические основы цитоплазматической мужской сте-рильности у растений / Н.В. Турбин, А.Н. Палилова // Минск: Наука и техника, 1975. – 183 с.
38. Турбин Н.В. О механизмах действия генов Rf – восстановителей фер-тильности в цитоплазме Т-типа у кукурузы / Н.В. Турбин, А.Н. Палилова, Н.С. Фомченко // Доклады АН СССР. - 1983. - Т. 272. - № 6. - С. 1469-1472.
39. *Франковская М.Т.* Особенности проявления и использования цитоплазматической мужской стерильности у кукурузы / М.Т. Франковская, Л.Г. Огняник, Н.Н. Куц // Генетика, селекция и технология возделывания кукурузы – 1999. - С. 44-58.
40. *Хаджинов М.И.* Селекция самоопыленных линий кукурузы со стерильной пыльцой и линий восстановителей фертильности для выращивания гибридных семян кукурузы без обрывания метелок / М.И. Хаджинов // Бюлл. научн.-техн. информ. Краснодарского НИИСХ. - Краснодар, 1957. - Вып.1. - С. 23-28.
41. Хаджинов М.И. Методика селекции стерильных гибридов / М.И. Хаджинов // Кукуруза. - 1959. - № 4. - С. 19-23.
42. *Хаджинов М.И*. Цитоплазматическая мужская стерильность кукурузы и использование ее в селекции и семеноводстве кукурузы / М.И. Хаджинов // Цитоплазматическая мужская стерильность в селекции и семеноводстве кукурузы. - Киев: Укр. Академия с.-х.

наук, 1962. - С. 103-143.

43. *Хаджинов М.И*. Гибридизация кукурузы на стерильной основе в Краснодарском научно-исследовательском институте сельского хозяйства / М.И. Хаджинов // Достижения отечественной селекции. - М.: Колос, 1967. - С. 173-186.
44. *Хаджинов М.И*. Генетические основы цитоплазматической мужской стерильности / М.И. Хаджинов // Гетерозис, теория и практика. - Л.: Колос, 1968. - С. 23-45.
45. *Хаджинов М.И*. Использование цитоплазматической мужской стерильности в селекции и семеноводстве гибридной кукурузы / М.И. Хаджинов, Э.И. Вахрушева // Опыт выращивания гибридных семян кукурузы на стерильной основе. - М.: Колос, 1964.- С. 29-64.
46. *Хаджинов М.И.* Использование цитоплазматической мужской стерильности в семеноводстве гибридной кукурузы в КНИИСХе / М.И. Хаджинов, Э.И. Вахрушева // Генетика. – 1966. - № 9. - С. 107-118.
47. *Христов М.И*. Теория на семепроизводство на царевицата на основата на цитопламенамъжкастерилност (ЦМС) с съзетановяване на фертилноста / М.И. Христов // Селскостоп.наука, 1983 - Т. 21. - № 3. - С. 71-83.
48. *Чалык Т.С*. ЦМС в селекции и семеноводстве кукурузы / Т.С. Чалык. - Кишинев: Штиинца, 1974. – 231 с.
49. *Becrett J.B.* Male sterility and restorer genes. Minutes of the meeting of the North Central Corn / J.B. Becrett // Breeding Research Committee. –1957.
50. *Beckett J.B.* Inheritance of partial male fertility in maize in the presence of Texas sterile cytoplasm / J.B. Becrett // Crop Sci. - 1966. - № 6. - P. 183-184.
51. *Beckett J.B.* Classification of male sterile cytoplasms in maize (Zea mays L.) / J.B. Becrett // Crop Sci. - 1971. - № 11. - P. 724-726.
52. *Blickenstaff J.* Inheritance and linkage of pollen fertility restoration in cytoplasmic male sterile crosses of corn / J. Blickenstaff, D.J., Thompson, P.H. Harvey // Agron.J. - 1958. - Vol. 50. - № 8. - P. 430-434.
53. *Briggle L.M.* Interaction of cytoplasm and genes in male-sterile corn crosses involving two inbred lines / L.M. Briggle // Agron.J. - 1956. - Vol. 48. - № 12. - P. 569-573.
54. *Buchert J.G.* The stage of the genome-plasmon interaction in the restoration of fertility to cytoplasmically pollen-sterile maize / J.G. Buchert // Proceedings of the USA. - 1961. - Vol. 47. - № 9. - P. 1436-1440.
55. *Correns C*. ExperimentelleUntersuchungenuber die Gynodioecie / C. Correns // „Ber. Deut. Bot.Ges.", (Cited by Edwardson J.R. in Bot. Rev. - № 22, -1956, 1940.
56. *Duvick D.N*. Allelism and comparative genetics of fertility restoration of cytoplasmically pollen-sterile maize / D.N. Duvick // Genetics. - 1956. - Vol. 41. - № 4. - P. 544-565.
57. *Duvick D.N*. The use of cytoplasmic male sterility in hybrids seed production / D.N. Duvick // Economic Botany. - 1959. -Vol. 13. - № 13. - P. 167-195.
58. *Duvick D.N*. Cytoplasmic pollen sterility in corn / D.N. Duvick // Adv. Genetics. - 1965. - № 13. - P. 1-56.
59. *Duvick D.N.* Potential usefulness of new cytoplasmic male steriles and sterility systems / D.N. Duvick // The 27 Ann. CornandSorghumResearchCorn. Proc., Washington, 1972. – P. 197-201.
60. *Duvick D.N*. The chromosomal location of Rf1 a restorer gene for cytoplasmic pollen sterile maize / D.N. Duvick, R.J. Snyder, E.G. Anderson // Genetics. - 1961. - Vol. 46. - № 10. - P. 1245-1252.

61. *Edwardson J.R.* The restoration of fertility to cytoplasmic male-sterile corn / J.R. Edwardson // Agron. J. - 1955. – Vol .47. -№ 5. - P. 475-461.
62. *Edwardson J.R.* Cytoplasmic male-sterility / J.R. Edwardson // Bot. Rev. - 1956. - № 10. - P. 696-738.
63. *Edwardson J.R*. Cytoplasmic male sterility / J.R. Edwardson // Bot. Rev. - 1970. - Vol. 36.- P. 341-420.
64. *Fuhe L.* Interaction between French or North American maize lines and two cytoplasms / L. Fuhe, F. Kaan, A. Panouille, A. Bogat // News Letter. MaizeGeneticsCooperation. - 1982. - Vol. 56. - P. 118-119.
65. *Gengenbach B.G*. The effect of toxin from Helminthosporiummaydis (race T) on isolated corn mitochondria: swelling / B.G. Gengenbach, R.J. Miller, D.E. Koeppe, C.I. Arntzen // Canad. J. ofbotany. - 1973. - Vol. 51. - № 11. - P. 2119-2125.
66. *Gracen V.E.* Types and availability of male sterile cytoplasm / V.E. Gracen // In: Maize for Biological Research/ A Special Publication on of the Plant Molecular Biologi Association, North Dakota. - 1982. - P. 221-224.
67. *Gracen V.E*. Diversity and suitability for hybrid production of different sources of cytoplasmic male sterility in maize / V.E. Gracen, C.O. Grogan // Agron.J. - 1974. - Vol. 66. - № 5. - P. 654-657.
68. *Gracen V.E*. Cytoplasmic inheritance of male sterility and pest resistance / V.E. Gracen, Pour A. Kheyr, E.D. Earle and P. Gregr // Proc. of 34 Ann. CornandSorghumRes. Conf. – 1979. - P. 76-91.
69. Hooker A.L. Cytoplasmic effects on host-pathogen interaction of corn diseases / A.L. Hooker // Amer. Soc. Agron. Abs., Liung .- 1972. – № 11. - P. 111-115.
70. *Jones D.F.* Hybrid field corn / D.F. Jones, H.L. Everett // Bulletin. - № 532. - May, 1949.
71. Jones D.F. The interrelation of plasmogenes and chromogenes in pollen production in maize / D.F. Jones // Genetics, 1950. - Vol. 35. - № 5. - P.
72. Jones D.F. Genic and cytoplasmic control of pollen abortion in maize / D.F. Jones // Brookhaven Simposis in Biol. Geneticinplantbreeding. - 1956. - P. 101-112.
73. *Jones D.F*. Plasmotype of maize as evidence of cytoplasmic diversity and continnity within a species / D. F. Jones, H. T. Stinson, U. Khoo // Science, 1960. - Vol. 131. – 1318 p.
74. *Johnson A*. Chromosome linkage study of the Rf4 locus / A. Johnson // News Letter. MaizeGeneticsCooperation, 1984. - Vol. 58. - P. 101-102.
75. *Josephson L.M*. Genetics and inheritance of fertility restoration of male sterile cytoplasms in corn / L.M. Josephson, T.E. Morgan, J.M. Arnold // Proc. 33-th ann. CornandSorghumRes. Conf., ASTA, Chicago-Illinois, 1978. - P. 48-59.
76. *Kalman L. A* method for sobgrouping the S – tipe of CMS forms in maize / L. Kalman, M. Devenyi M. // Theor. appl. Genet. - 1982. - № 62. – P. 209 – 212.
77. Kheyr-Pour A. Genetics of cms-C fertility restoration / A. Kheyr-Pour, V.E. Grasen, H.L. Everett // News Letter. MaizeGeneticsCooperation, 1979. - Vol. 53. - P. 48-51.
78. Kheyr-Pour A. Genetics of fertility restoration in the C-groun of cytoplasmic male sterility in maize / A. Kheyr-Pour, V.E. Grasen, H.L. Everett // Genetics, 1981. – Vol. 98. - № 2. - P. 379-388.
79. Kingsland G.C. Surwival of Hellminthosporuinmaydis under field condi-tions in South Carolina / G.C. Kingsland // Plant Dis.Rep. – 1972. - Vol. 56. - № 12. - P. 1087-1091.
80. *Kommedahl T.* Detection of kernrl infected with Hellminthosporuinmaydis in commercial samples of produced in 1970 / T. Kommedahl, D.C. Lang, K.L. Blanchard // Plant Dis.Rep. – 1971. – Vol. 55. - № 8. - P. 726-729.
81. Laughnan J.R. Nuclear and cytoplasmic mutations ons to fertility in S male-sterile maize / J.R.

Laughnan, S.J. Gabay // In: Maize Breeding and Genetics, New York, 1978. - P. 427-446.
82. *Laughnan J.R.* Cytoplasmic male sterile systems in maize and recent approaches to their molecular interpretation / J.R. Laughnan, S. Gabay-Laughnan, J.C. Carloson // In: Maize for Biological Research. A Special Publication of the Plant Molecular biology Association, North Dakota, 1982. - P. 225-237.
83. *Miller R.J.* Southern corn leaf blight: susceptible and resistant mitochondria / R.J. Miller, D.E. Koeppe // Science, 1971. - Vol. 173. - № 3/2. - P. 67-69.
84. *Nagy E.* The role of genotype in zea x Fusariumpathosystem / E. Nagy, I. CabuIea, I. Has // Cer. Res. Com.,Proc. of the European Fusarium, Seminar, Szeged, Hungary. - 1997. - Vol. 25. - № 3/2. - P. 789-790.
85. *Rhoades M.M*. Cytoplasmic inheritance of male sterility lnZea mays / M.M. Rhoades // Science, 1931. - Vol. 73. - P. 340-341.
86. Rhoades M.M. The cytoplasmic inheritance of male sterility in Zea mays / M.M. Rhoades // Genetics, 1933. - Vol. 27. - P. 71-95.
87. Rogers J.S. Breeding for pollen restores / J.S. Rogers. - Proc. NinethAn-nualhybridcornindustryResearchconf., 1954. – 9 c.
88. Snyder R.J. Chromosomal location of Rf2 a restorer gene for cytoplasmic pollen sterile maize / R.J. Snyder, D.N. Duvick // Grop Sci. - 1969. - Vol. 9. - № 2. - P. 156-157.
89. *Smith D.R.* Disease reaction of thirty sources of cytoplasmic male-sterile corn to Helminthosporiummaydis race T / D.R. Smith, A. L. Hooker, S.M. Lim, J.B. Beckett // Crop sci., 1971. - Vol. 11. - № 5. - P. 772-773.

DISCOVERY AND GENETIC IDENTIFICATION OF CMS TYPES IN CORN

Gorbacheva Anna Grigorievna

FSBSI All-Russian research scientific institute of corn

The article presents literature review of study and practical use of cytoplasmic male sterility (CMS) in the breeding and seed production of corn hybrids, which contributed to the widespread introduction into the seed production of corn hybrids grown on a sterile basis without manual detasseling. The article presents discovery history and origin of CMS sources, the study of the sterility mechanism display, the genetics of sterility inheritance and T, M, C fertility restoration and other types of CMS, susceptibility of corn hybrids made on a sterile basis to the harmful disease Helminthosporium maydis race T and other races in the works of Russian and foreign scientists. The review is based on 89 references and will provide a complete picture of the cytoplasmic male sterility of corn and the possibility of its practical use in the breeding and seed production of high-yielding corn hybrids.

Keywords: *cytoplasmic male sterility, types of CMS, CMS reaction, genes, inheritance, sterility fixation, fertility restoration, southern gelmintosporiosis.*